

OS FENÔMENOS DE MOVIMENTO NO REINO VEGETAL

Aula Inaugural — 1952

WALTER RADAMÉS ACCORSI
Prof. Cat. de Botânica Geral e Descritiva

ÍNDICE

1 — Introdução	2
2 — Movimentos de Translação	2
2.1 — Fototactismo	4
2.2 — Termotactismo	4
2.3 — Quimiotactismo	5
3 — Movimentos de Curvatura	5
3.1 — Movimentos Higroscópicos	6
3.2 — Movimentos de Curvatura nas Plantas Vivas	7
3.2.1. — Tropismos	8
3.2.1. A — Geotropismo	8
3.2.1. A. a — Plantas trepadoras e volúveis	9
3.2.1. A. b — Mecanismo da reação geotrópica	10
3.2.1. B — Fototropismo	12
3.2.1. B. a — Caracteres dos movimentos fototrópicos	14
3.2.1. C — Termotropismo	16
3.2.1. D — Galvanotropismo	16
3.2.1. E — Quimiotropismo	16
3.2.1. F — Hidrotropismo	17
3.2.1. G — Tigmotropismo	17
3.2.2. — Nastias	18
3.2.2. A — Movimentos nictinásticos	18
3.2.2. A a — Movimentos folhares	19
3.2.2. B — Movimentos quimionásticos	20
3.2.2. C — Movimentos tigonásticos	21
3.2.2. D — Movimentos seismonásticos	21

1 — INTRODUÇÃO

Por escolha de nossos pares de Congregação, coube-nos a elevada incumbência de proferir a aula inaugural do curso de agronomia da E. S. A. "Luiz de Queiroz", de 1952. Distinção sobremodo honrosa, dada a importância de que se reveste, pois significa o início de mais uma etapa de labores universitários a prol da formação intelectual e científica da mocidade acadêmica, com vistas à prosperidade e à grandeza da Pátria.

Eis porque a verdadeira ciência, além de nos oferecer infinitas possibilidades para um conhecimento cada vez mais profundo do Universo deve, "pari-passu", proporcionar-nos uma interpretação mais racional da vida, sob o seu duplo aspecto: biológico e moral.

Qualquer que seja, pois, a esfera de estudo considerada, a inteligência encontrará sempre a inexaurível fonte de sabedoria a iluminar a mente e o coração do homem.

Dentre os fascinantes campos de indagações de que se compõe a "Scientia amabilis" do genial Lineu, ocupa lugar preeminente, sem dúvida, o maravilhoso capítulo dos movimentos das plantas porque, em sua essência, reside a mais empolgante manifestação do Poder Creador — a Vida.

Passemos, por conseguinte, ao estudo dos fenômenos de movimento no Reino Vegetal.

2 — MOVIMENTOS DE TRANSLAÇÃO

Iniciaremos a nossa aula com o estudo dos movimentos de translação. Estes, ao contrário do que ocorre na maioria dos vegetais, são peculiares aos organismos livres, que não estão sujeitos ao substrato e, também, a certas células germinativas as sexuais, como zoósporos, anterozóides, etc. A sede do fenômeno é o protoplasma — a base física da vida, na expressão do cientista Huxley, pois é nele que a irritabilidade se manifesta.

O protoplasma de muitas células, tanto de organismos inferiores como superiores, encontra-se, frequentes vezes, em movimento ativo, arrastando consigo os plastídios e demais constituintes citoplasmáticos. Deve-se a B. Corti a descoberta, em 1774, dêsse importante fenômeno vital. As correntes plasmáticas deslocam-se em sentidos diversos e manifestam diferentes graus de intensidade. Além dos magníficos exemplos de movimento protoplasmático, que se tornaram clássicos, como os dos pêlos estaminais de *Tredescantia zebrina*, (Fig. 1) os dos internódios da *Nitella*, etc., podemos mencionar os que se produzem

nos pêlos implantados no tubo da corola de *Allamanda Cathartica* e de outras Apocynaceae ornamentais.

Podemos comprovar, ainda, o deslocamento do próprio núcleo, durante as diversas fases da vida da célula, principalmente na formação dos pêlos absorventes da raiz e no desenvolvimento do tubo polínico das angiospermas; o núcleo se posta nas respectivas extremidades, como que a presidir-lhes o crescimento. Não menos curiosos são os movimentos executados pelos cloroplastídios (Fig. 1 — *Mougeotia scalaris*), sob a influência das diferentes intensidades luminosas, de tal forma que a tonalidade de certos órgãos chega a modificar-se, segundo as horas do dia.

Além dos movimentos mencionados, há os produzidos por protoplasmas desprovidos de suas membranas; o plasmódio dos mixomicetos constitui o exemplo típico (Fig. 1 — *Chondriodermis Difforme*), pois, chega a executar movimentos de natureza amebóides. Consequentemente, o plasma sofre contínuas modificações na sua forma. Os pseudopódios, à medida que se produzem, fixam-se num ponto e arrastam, ato contínuo, o corpo protoplasmático. Durante o movimento, o plasmódio vai incorporando à sua substância as partículas que se encontram em seu caminho.

Considerando-se, agora, o grupo dos organismos unicelulares com membrana, deparamos na grande classe das bactérias com numerosas espécies dotadas de um ou vários flagelos. Estes são apêndices protoplasmáticos que atravessam diminutos orifícios da parede e desempenham função locomotora.

Sobremodo interessante e extraordinariamente rica em formas é a classe dos flagelados, organismos dotados de um ou mais flagelos. Nas espécies inferiores, o protoplasma apresenta-se nú, porém, limitado, perifêricamente, por uma camada plasmática mais compacta. Consequentemente, são passíveis de modificar a sua configuração, à maneira das amebas e capazes, ainda, de realizar movimentos de reptação. Exemplos típicos encontram-se entre as espécies de *Ochromonas*, *Ceratium*, *Dinobrium*, *Euglena*, *Peridinium*, *Syncrypta*, etc.

Movimentos análogos revelam os zoospórios das algas, dos fungos e bem assim os anterozóides das arquegoniadas, os quais, como sabemos, são células destituídas de membrana e que se locomovem à custa de flagelos. E' graças a êsses apêndices locomotores que os gâmetas masculinos de *Ectocarpus siliculosus* estimulados por substâncias quimiotáticas vão em busca do gâmeta feminino.

Numerosas espécies de algas movimentam-se através dos seus flagelos. (Fig. 1 — *Chamydomonas angulosa*).

Entre as diatomáceas que exibem rafe no seu estojo silicoso, o movimento se processa por outro mecanismo, determinado, ao que parece, por uma corrente aquosa ligada à atividade do plasma circunstante. Essa corrente de água é responsável pelo avanço ou retrocesso da diatomácea, segundo a direção do seu eixo longitudinal.

Os tipos de movimento que acabamos de mencionar e em grande parte os movimentos circulatórios do protoplasma são regulados, em sua maioria, por estímulos.

Os movimentos de translação provocados por estímulos denominam-se tactismos e são observados, especialmente, nas bactérias e mixomicetos. De acordo com a natureza do estímulo, eles classificam-se em fototactismo, termotactismo, etc.

2.1 — FOTOTACTISMO

As bactérias, em grande parte, são negativamente fototáticas, pois que se deslocam de um ponto pouco iluminado para outro de luz menos intensa ou mesmo sem luz.

Nos organismos verdes, unicelulares, o fototactismo se apresenta mais complexo. Para cada indivíduo existe um ponto ótimo de iluminação. O plankton, quando constituído principalmente por organismos verdes, modifica a sua composição e posição conforme as horas do dia. Nestas condições, algumas espécies quando a intensidade da luz é maior, deslocam-se para as partes do lago onde há mais sombra, como por exemplo, debaixo das folhas das grandes ninfêias; outras, ao contrário, se expõem a plena luz e outras, enfim, submergem até alcançarem condições adequadas de luminosidade. A sede da sensibilidade à luz parece estar localizada nos cloroplastos, como se pode depreender das sucessivas posições assumidas pelos plastídios tabulares verdes, da conjugada *Mesocarpus*, quando submetida a diferentes intensidades luminosas. Fato semelhante ocorre com os cloroplastídios das plantas superiores. Os grãos de clorofila dispõem-se segundo as melhores condições de luz, surgindo, em razão desse deslocamento, uma ligeira variação no matiz das folhas, no transcurso do dia.

2.2 — TERMOTACTISMO

Geralmente é positivo. Emprega-se, para a sua verificação, o plasmódio dos mixomicetos sobre tiras de papel aquecido desigualmente.

Experimentalmente, demonstrou-se a existência de outros movimentos como Osmotactismo (provocado por diferenças de concentrações moleculares), Galvanotactismo (gerado por fracas correntes elétricas), Reotactismo (produzido por correntes aquosas) e Hidrotactismo determinado por substratos umedecidos).

2.3 — QUIMIOTACTISMO

Dos estímulos responsáveis pelos tactismos, destacam-se, entre os mais importantes, os agentes químicos, que determinam os quimiotactismos. Neste campo, tem sido bem estudado o comportamento das bactérias em relação às disponibilidades de oxigênio. Sob este ponto de vista, as bactérias podem ser divididas em aeróbias e aneróbias quando, respectivamente, positivas e negativas. Clássica é a experiência de Engelmam na demonstração da fotossíntese, com o concurso do *Bacterium termo*, o qual manifesta grande sensibilidade mesmo na presença de diminutas quantidades de oxigênio. Engelmam verificou que, durante a realização da assimilação clorofiliana, o *Bacterium termo* se acumulava ao redor da alga *Spirogyra*, precisamente nos pontos onde o cloroplastídio toca a membrana.

As diferentes espécies de alimentos exercem, por sua vez, influência quimiotáctica sobre os microorganismos. Assim, enquanto os autotróficos procuram a luz para a elaboração dos compostos necessários à sua nutrição, os heterotróficos movem-se em função da qualidade e da quantidade dos elementos úteis.

O quimiotactismo manifesta-se, ainda, entre os gâmetas. O notável fisiologista Pfeffer descobriu que os espermatozóides dos fetos se orientam para o colo do arquegônio devido a quantidades imponderáveis de ácido málico segregado, ao que parece, pela oosfera. Nas espécies de *Lycopodium* é o ácido cítrico o estimulante dos gâmetas masculinos.

3 — MOVIMENTOS DE CURVATURA

São mais frequentes que os movimentos de translação. Ocorrem, notadamente, nos vegetais superiores. Resultam das diferenças de distensão entre as paredes opostas de uma célula ou das faces de um tecido e mesmo de um órgão. Nestas condições, formam-se duas superfícies: uma côncava e outra convexa.

3.1 — MOVIMENTOS HIGROSCÓPICOS

Distinguem-se dois casos. No primeiro, as membranas distendem-se ao inchar-se ou encurtam-se ao contrair-se, pelo facto de conterem, em grau maior ou menor, substâncias higroscópicas, como hidrocelulose, hemicelulose e, sobretudo, matérias pécticas. Por sua natureza, tais movimentos relacionam-se com os mecanismos de embebição. Embora sejam fenómenos de carácter puramente físico, desempenham importante papel para a vida da planta.

A deiscência de muitos frutos maduros resulta das contrações desiguais dos carpelos, durante o processo de dessecação; denomina-se, por isso xerocasia. Notáveis são as deiscências dos frutos de gerânio (Fig. 2 - 2, 3), *Orob. vernus* (Fig. 2 - 1), *Erodium gruinum*, *Euphorbia*, *Lotus*, etc., os quais, na fase de dessecação, manifestam acentuado enrolamento helicoidal de grande importância para a disseminação.

Em algumas plantas, que medram nas regiões desérticas, já a deiscência dos frutos e a consequente dispersão das sementes se operam em boas condições de umidade. Este tipo de deiscência denomina-se higrocasia.

Os ramos das coníferas, especialmente dos abetos, inclinam-se para o solo quando a umidade atmosférica é grande e se erguem por ocasião dos períodos de sêca intensa. Comportamento semelhante revelam os ramúsculos de *Anastatica hierochuntica*, a famosa Rosa-de-Jericó (Fig. 2). Em estado natural a Rosa-de-Jericó oferece o aspecto de uma planta herbácea comum, mas, ao chegar o período de frutificação, quando sobrevem a época de sêca, seus raminhos enrolam-se, em virtude da diferença de comprimento entre as suas faces inferior e superior, e a plantinha assume aspecto de uma bola, podendo, então, ser transportada facilmente pelos ventos que sopram nos desertos. Havendo posteriormente absorção de água, a planta retoma seu estado normal, ocasião em que seus frutos se abrem, libertando as sementes.

O perístoma (guarnição filamentosa que se dispõe à volta do orifício da urna dos musgos) dos esporângios dos musgos, após a queda do opérculo, distende-se ou contrai-se por movimentos higroscópicos, segundo o estado higrométrico do ar, possibilitando, assim, a disseminação dos esporos.

Interessantes e ativos são os movimentos higroscópicos observados com os esporos de *Equisetum*, cuja parede exterior se divide formando quatro elatérios. (Fig. 2).

Os movimentos enquadrados no segundo caso são provocados por mecanismo de coesão. Diferem dos movimentos de embebição porque as membranas celulares permanecem impregnadas de água durante a realização do fenômeno.

Apontamos como exemplo clássico, o movimento de abertura dos esporângios maduros das Polipodiáceas, o qual depende, especialmente, da força de coesão dos líquidos. Como se sabe, o esporângio consta de um pedicelo encimado por uma cápsula de forma elipsoidal, cuja parede consta de uma camada de células, encerrando numerosos esporos. A cápsula é percorrida, em sentido equatorial, por um anel de células mortas, cheias de suco, cujas paredes laterais e inferiores são grossas, ao passo que as exteriores são finas. A água, ao evaporar-se, provoca uma diminuição do conteúdo celular. E como a parede celular não possui espessura uniforme, a contração maior opera-se nas membranas exteriores, delgadas; as demais, reforçadas, permanecem quase sem deformação. Resulta, consequentemente, um movimento de curvatura, que obriga o anel a tornar côncavo o lado normalmente convexo. A ruptura da cápsula dá-se na região do estômio, onde as células têm paredes finas e delicadas ao mesmo tempo que os esporos são atirados a certa distância.

Fenômeno semelhante ocorre com a deiscência das anteras, cujos dispositivos anatômicos permitem a realização de idêntico movimento. Esforços análogos de tensão são observados com o fungo *Pilobolus crystalinus* (Fig. 3), ao lançar, violentamente, seus esporângios.

Movimentos interessantes nos são dados a observar com os frutos de *Ecbalium Elaterium*, *Momordica charantia* e de *Impatiens Balsamina*, durante a deiscência, que se realiza de uma maneira brusca, devido à tensão de algumas células das paredes carpelares, facilitando, assim, a disseminação das sementes.

3.2 — MOVIMENTOS DE CURVATURA NAS PLANTAS VIVAS

Distribuem-se por dois grupos: no primeiro, a direção da curvatura fica determinada pelo sentido do estímulo, ao passo que no segundo as curvaturas são produzidas consoante uma direção preestabelecida por disposições anatômicas. Os primeiros denominam-se tropismos e os segundos movimentos násticos ou nastias.

3.2.1 — Tropismos

Tropismos são movimentos de orientação, de direção. Produzem-se principalmente na zona de distensão das plantas fixas a um substrato. São considerados, ainda, como perturbações do crescimento sob a influência de fatores vários (excitantes), tais como a gravidade, a luz, a temperatura, a umidade, os agentes químicos, etc., além de outros excitantes de origem interna.

Na apreciação dos tropismos, é importante distinguirmos órgãos ortótopos e órgãos plagiótopos. Os ortótopos colocam-se na direção do excitante, seja aproximando-se do foco da excitação (reação positiva), seja afastando-se dele (reação negativa). Os órgãos plagiótopos dispõem-se normal ou obliquamente à direção do estímulo.

3.2.1. A — Geotropismo

É o fenômeno segundo o qual as plantas norteiam o crescimento dos seus órgãos axiais de maneira relacionada com a gravidade. Chamam-se movimentos geotrópicos os decorrentes de perturbações do geotropismo normal e curvas geotrópicas as que resultam de tais movimentos de desenvolvimento.

É significativo o fato de que nos bosques de pinheiros os caules se apresentam perfeitamente verticais e, por conseguinte, paralelos. Os ramos e as folhas, entretanto, tomam outra disposição.

Se observarmos agora o crescimento e o desenvolvimento de um "seedling" notaremos, ao menos a princípio, que o caulículo se ergue em direção vertical, ao passo que a radícula se orienta em sentido oposto, buscando o solo (Fig. 4 - *Vicia Faba*). Modificando-se experimentalmente a posição da plantinha, colocando-a, por exemplo, em sentido horizontal, perceberemos, dentro de pouco tempo, uma acentuada tendência do caulículo e da radícula, expressa por uma curva, em retornarem à posição anterior.

A raiz manifesta geotropismo positivo. O caule geotropismo negativo. As ramificações secundárias do caule e da raiz são, via de regra, plagiorópicas.

A destruição do ápice caulinar do abeto, devido a causas traumáticas, provoca o desenvolvimento de uma ou talvez duas gêmas subjacentes, que se transformam em ramos, os quais se erguem verticalmente e substituem dessa maneira, o eixo principal da planta.

As raízes secundárias das monocotiledôneas que se formam após o desaparecimento precoce da raiz principal, como sóe acontecer nessa classe de plantas, são geotrópicamente muito sensíveis. Em compensação, as de terceira ordem são plagiotrópicas.

Algumas vezes, as raízes exibem geotropismo negativo, como os pneumatóforos de *Taxodium distichum* ou de *Jussiaea repens* e bem assim certas plantas dos manguezais, figurando, entre elas, as espécies de *Avicennia*.

As plantas denotam, às vezes, sensibilidade geotrópica, como as de *Iris*, que são nitidamente negativas. Outras ostentam posição diageotrópica, em estreita conexão com sua estrutura dorsiventral. Algumas folhas, quando afastadas da posição provocada pela gravidade, deslocam-se, por meio de movimentos de torção do pecíolo, até alcançar a posição diageotrópica.

Fato semelhante oferecem as flores zigomorfas, cujo plano de simetria coincide com a direção da gravidade. Nas inflorescências de flores zigomorfas, quando desviadas de sua posição normal, a reação geotrópica produz-se no eixo principal e nos pedúnculos florais.

As hifas esporangíferas de muitos fungos, como *Pilobolus*, *Phycomyces* e outros, manifestam sensibilidade geotrópica.

3.2.1. A. a — Plantas trepadoras e volúveis

Como sabemos, as plantas trepadoras elevam seus caules ao longo de um suporte e nele se fixam graças às raízes adesivas, gavinhas, seguindo uma direção irregular. Revelam, pois, evidente geotropismo negativo. As plantas volúveis, por falta de tecidos de sustentação estão impossibilitadas de permanecer na posição vertical. Ao contrário das plantas trepadoras, não apresentam órgãos especiais de fixação. Inicialmente descrevem com a parte apical um movimento circular, à semelhança do movimento dos ponteiros do relógio, como que buscando um apóio. Se o sentido desse movimento é para a direita, isto é, tal como giram os ponteiros do relógio, as plantas denominam-se dextrorsas. Exemplo: *Myrsiphyllum asparagoides*. Se giram ao contrário são sinistrorsas, *Pharbitis* sp (Fig. 3-2, 1). Muitas vezes a direção do caule muda de sentido num mesmo indivíduo, por exemplo: *Bowiea volubilis* (Liliaceae) e *Loasa lateritia*.

No geral, cada planta volúvel enrosca-se em um sentido único. Ao tocar um suporte vertical, mais ou menos cilíndrico e de pequeno diâmetro, o caule nele se enrola, seguindo uma linha helicoidal. A princípio os passos da hélice são curtos, logo

depois mais largos e em sentido dextrorso ou sinistrorso, segundo a direção inicial tomada pelo caule ao procurar o tutor.

O enrolamento das plantas volúveis depende do movimento circular e do geotropismo negativo. Demais, o tutor impede a distensão retilínea do caule, que de outra sorte seria inevitável.

3.2.1. A. b — Mecanismo da reação geotrópica

Knight, a quem se deve a descoberta do geotropismo, procurou explicar os movimentos geotrópicos sob um ponto de vista puramente mecânico, coisa que não parecia difícil, especialmente para os órgãos de geotropismo positivo. Dessa mesma opinião participava também Hofmeister. Entretanto, devemos a Dutrochet, Frank e Sachs a interpretação exata de que se trata de movimentos complicados de excitabilidade, desempenhando a gravidade apenas a função de fator dominante.

Clássicas são as experiências efetuadas por Knight, em 1806, com as quais provou a ação da gravidade nos fenômenos de geotropismo. Ele fixou plântulas, a distâncias iguais, na periferia de uma pequena roda, em posição vertical (Fig. 4 — Roda de Knight), e acionada por um movimento de rotação, ao redor do seu eixo, por uma corrente d'água; esta tinha, ainda, a vantagem de umidecer as plantinhas. Durante o movimento da roda as plantas tomavam todas as posições possíveis, de tal maneira que os efeitos da gravidade sobre cada ponto das plântulas se opunham, reciprocamente.

Com movimentos lentos da roda, sucedia que as plantas se alongavam sem apresentar curvaturas, conservando, portanto a posição do início da experiência. Imprimindo-se maior velocidade à roda, o efeito da força centrífuga aumentava; então, as raízes encurvavam-se de maneira a crescer no sentido dessa força, enquanto o caule, ao contrário, dirigia-se para o centro (Fig. 4 — Roda de Knight, B).

Torna-se mais evidente ainda a influência que a gravidade e a força centrífuga exercem sobre o geotropismo si as plântulas forem fixadas a uma roda horizontal e submetida a uma velocidade tal que os efeitos da gravidade não se anulem totalmente por aqueles decorrentes da força centrífuga. Nestas condições, a raiz orienta-se segundo a resultante dessas forças (Fig. 4 — C).

As interessantes experiências de Knight foram, posteriormente, repetidas por numerosos pesquisadores, que conceberam dispositivos mais aperfeiçoados para o estudo do fenômeno

geotrópico. Destacam-se, entre os principais, o grande fisiologista Sachs, que idealizou um aparelho denominado clinóstato com o qual pôde confirmar as observações de Knight sobre o efeito da gravidade nos movimentos geotrópicos.

Os fenômenos geotrópicos aparecem sempre como reações provocadas por um estímulo. Sob a influência de uma excitante, os órgãos sensíveis reagem de maneira diferente, conforme seus caracteres específicos. Destarte, num mesmo indivíduo as raízes têm comportamento oposto ao do caule. O ápice da raiz, ao alcançar o solo, nele penetra sob a ação do estímulo geotrópico, reação que lhe é peculiar, tanto assim que se a ponta for colocada sobre a superfície do mercúrio, ela vence a resistência do metal e nele penetra.

O desenvolvimento da reação geotrópica processa-se através de diversas fases, que se sucedem a intervalos variáveis, e depende, naturalmente, da irritabilidade do órgão e da intensidade do estímulo. Primeiramente temos a percepção do estímulo que se produz nos próprios tecidos, os quais logo se encurvam. Neste caso, há células que percebem e células que reagem e o estímulo é transmitido. Verifica-se, em algumas gramíneas, que a bainha foliar funciona como órgão receptor e o nó subjacente como órgão que reage, isto é, que produz o movimento. Com a produção de tais curvaturas, o colmo das gramíneas que foram acamadas pela ação do vento e das chuvas torna a indireitar-se (Fig. 3 — Colmos de gramínea).

Para que um estímulo produza uma reação é indispensável que atue durante um certo tempo, chamado tempo de indução; este varia de alguns segundos a dezenas de minutos, e está na dependência direta da intensidade do estímulo. Entre o momento do estímulo e o começo aparente de uma reação de curvatura transcorre certo tempo — período de latência ou tempo de reação.

Quanto ao mecanismo da percepção do estímulo geotrópico, supôs-se, a princípio, fosse provocado pela irritabilidade do plasma sob a ação da gravidade. Como sabemos, o protoplasma é a sede da irritabilidade e, à semelhança do que se passa nos animais, de acordo com Némec e Haberlandt, se atribuiu aos grãos de amido uma função análoga a dos otólitos do ouvido dos animais superiores. Pois bem, os grãos de amido encontram-se, efetivamente nos ápices da raiz e na bainha amilífera dos caules jovens e pelo papel que desempenham, denominam-se estatólitos, isto é, pedras de equilíbrio. Por outro lado, a falta momentânea de amido nos tecidos mencionados acima provoca, concomitantemente, a falta da sensibilidade geotrópica,

esta se manifesta outra vez com o reaparecimento do amido. Todavia, a interpretação mais aceitável a respeito do funcionamento dos estatólitos supõe que êles devam estar carregados de eletricidade negativa e por conseguinte, seriam capazes de determinar diferenças do potencial no plasma, chegando a provocar uma variação na sua embebição, com reflexos na própria membrana. Contudo o papel dos estatólitos na manifestação geotrópica está em curso de revisão.

Como ficou demonstrado, as reações do geotropismo produzem-se, exclusivamente, nas partes da planta cujas células são susceptíveis de se alongar, como se pode notar ao nível das zonas subterminais de crescimento dos caules e das raízes, nas zonas de alongamento celular ou ainda em regiões distantes do ápice do órgão, como nos nós das gramíneas.

O geotropismo resulta, portanto, de um distúrbio do crescimento. Nos caules as células expostas mais diretamente à ação da gravidade alongam-se de uma maneira mais acentuada do que aquelas situadas no lado oposto, ao passo que nas raízes, vê-se justamente o contrário. Do alongamento desigual das duas faces do órgão resulta, necessariamente, uma curvatura. Desde que o papel da auxina nos processos de alongamento já é conhecido, pergunta-se se os fenômenos de geotropismo não seriam também explicáveis por um distúrbio na distribuição desta substância. Os trabalhos realizados por Cholodny, Went, Dolk respondem à pergunta formulada, esclarecendo ser o distúrbio na repartição da auxina determinado pela gravidade, mas cujo mecanismo não está devidamente elucidado. Nestas condições, o fenômeno seria explicado por uma ação conjunta do alongamento celular e da perturbação da circulação da auxina.

3.2.1. B — Fototropismo

Afora a gravidade, é a luz o fator que determina as excitações de tropismo mais importantes. O fototropismo pode ser facilmente notado nas plantas que crescem na periferia dos bosques ou nas que são cultivadas nas habitações. Os órgãos orientam-se segundo a direção da luz. E' o que acontece a uma planta jovem, em pleno crescimento, e que recebe iluminação unilateral; a parte extrema do caule, aos poucos, encurva-se na direção da luz.

O fototropismo pode ser estudado com maior precisão pon-do-se um "seedling" de mostarda numa câmara escura na qual se faz penetrar a luz apenas por uma pequena abertura lateral.

Transcorrido algum tempo, vemos que o caulículo e a radícula se encurvaram; êste fenômeno não se produz quando a câmara se mantém em completa obscuridade. A curvatura desenvolve-se de tal maneira que o caulículo orienta sua extremidade para a abertura e a raiz dirige-se em sentido oposto. Todavia, um e outro tendem a dispor seu eixo numa direção paralela a dos raios luminosos que penetram na câmara através da pequena abertura.

O fototropismo é positivo quando o órgão se dirige à fonte luminosa, como nos caules em geral e negativo quando dela se afasta, exemplo que se verifica comumente nas raízes conforme se observa em *Sinapis alba* (Fig. 3)). A grande maioria dos caules epígeos é fototrópicamente positiva. As raízes, ao contrário, são fototrópicamente negativas, ainda que nem tôdas, pois, algumas há, que se comportam como inertes quanto ao estímulo luminoso. As epígeas, sem embargo, em sua maior parte são heliotrópicamente negativas, figurando, entre os bons exemplos, as raízes adventícias dos caules de hera, as caulinares de *Ficus stipulata* e as de algumas Bignoniaceae, que se desenvolvem do lado não iluminado. As raízes de alho e as de jacinto constituem interessantes exemplos de heliotropismo positivo.

Entre as raríssimas excessões à lei geral do fototropismo caulinar, figura o hipocólito de *Viscum album*, semiparasita de certas árvores.

No grupo das talófitas, inúmeras são as plantas que exibem sensibilidade heliotrópica. Instrutivas são as experiências feitas com o pequeno fungo *Pilobolus crystallinus* (Fig. 3), cujos esporângios se formam abundantemente e em pouco tempo, no esterco úmido, e se orientam para o fóco luminoso. Na maturidade, os esporângios lançam os espóros com grande força, em linha reta, e na direção da luz que se escôa através de uma pequena janela de cristal, situada numa das faces da câmara de experiência (Fig. 3 — *Pilobolus crystallinus*).

Sensíveis ainda aos estímulos fototrópicos são os talos de muitas algas, como os de *Vaucheria*, *Nitella*, *Bryopsis*, bem como os pequenos talos das Marchantiaceas, os protalos dos fetos, etc.

A sensibilidade fototrópica varia nos diversos órgãos segundo o seu estado de desenvolvimento e a intensidade do estímulo. Destarte, os ramos da videira são fototrópicamente positivos e as gavinhas, também de natureza caulinar, são negativamente fototrópicas. Os pedúnculos florais de *Linaria cymbalaria*, de *Arachys Hypogaea* e de *Trifolium subterraneum* possuem heliotropismo positivo durante a antese, logo depois se

tornam negativos pelo mesmo estímulo e ocultam os seus frutos nas fendas dos muros ou debaixo da terra.

O fototropismo manifesta-se quando a luz atinge para cada caso uma intensidade luminosa apropriada. Assim, o hipocótilo da aveia é sensível a uma fraca intensidade luminosa, ao passo que o esporangióforo de *Phycomyces* exige uma iluminação maior e a reação é positiva.

Importante, também, é o comportamento das folhas sob a influência da luz. Via de regra, o limbo é plagiotrópico, isto é, dispõe-se de tal forma que os raios luminosos nele incidem perpendicularmente. Todavia, os limbos não se recobrem mutuamente e a planta observada do alto dá-nos a impressão de um "mosaico" de folhas justapostas. Em outras plantas, ao contrário, as folhas estão dispostas de maneira tal que o limbo oferece constantemente seus bordos e não suas faces aos raios luminosos, exemplos êsses encontrados nas acácias, nos eucaliptos, as grandes árvores da Austrália e que dão apenas uma sombra ligeira.

3.2.1. B. a — Caracteres dos movimentos fototrópicos

O fototropismo, como o geotropismo, é também um fenômeno de excitação. Nele se distinguem, portanto, a recepção, a transmissão e a reação do excitante. E' sobretudo nos tecidos jovens que as reações fototrópicas se localizam, embora certos órgãos adultos, como os colmos das gramíneas, possam encurvar-se nas suas partes nodais, quando sob a ação da luz (Fig. 3 — Colmos de gramínea).

Considera-se, também, o fototropismo como um distúrbio de alongamento celular em ligação a uma perturbação na circulação da auxina. As curvas fototrópicas formam-se, exclusivamente, nas zonas constituídas por células de paredes finas e elásticas. A face do órgão que recebe a luz distende-se mais ou menos que a face voltada para a sombra. No primeiro caso, o fototropismo é negativo e positivo no segundo.

Nestes últimos anos, têm sido muito estudados os fenômenos que se produzem nos ápices dos coleóptilos das gramíneas e especialmente da aveia. Nos "seedlings" de aveia expostos à ação unilateral da luz podemos observar que o coleóptilo se encurva com rapidez, o que denota grande sensibilidade, conforme as experiências realizadas por Blauw. A parte sensível localiza-se no ápice do coleóptilo, tanto assim que se a cobrirmos com um capuz de papel de estanho, a porção exposta do coleóptilo não se modifica. Envolvendo-se, agora, todo o coleóptilo, menos

a ponta e fazendo incidir sobre ela a luz, a curvatura se produz normalmente. Este fato significa que o lugar da percepção do estímulo não é correspondente ao da reação, permitindo-nos supor a existência de uma transmissão dos estímulos, ligada ao transporte dos hormônios de crescimento.

A noção de hormônio é relativamente recente. Foi introduzida na ciência após as experiências sobre o fototropismo realizadas de 1910 a 1925 por Boysen Jensen, Paál, Soding, Stark e Seubert. Investigações mais aprofundadas foram feitas, em 1926, por Went, Dolk, Koegl e outros eminentes cientistas, entre os quais Cholodny, que conduziram os trabalhos com um método admirável. Os resultados a que chegaram podem ser considerados uma das mais notáveis aquisições da biologia moderna.

Clássica é a experiência feita com os coleóptilos da aveia para comprovar a presença dos hormônios nos tecidos vegetais. Essa substância foi isolada e analisada pelo botânico Went e o químico Koegl que a denominaram auxina. Os hormônios encontram-se sempre nos ápices vegetativos. Decapitando-se as pontas do coleóptilo, verificaremos logo que o crescimento é anulado; repondo-se novamente a porção amputada na planta, o crescimento recomeça. O mesmo efeito se consegue se munirmos o resto da planta com substâncias extraídas da ponta. Pelo exame da figura 4 (*Avena sativa*) podemos compreender o método empregado por F. W. Went para a extração da auxina de pontas de coleóptilo; os ápices decapitados foram depositados numa placa de ágar-ágar. Após certo tempo, a auxina difunde para o ágar. Retiram-se, ato contínuo, as pontas e divide-se o ágar-ágar em pequenos quadrados; os pedaços são assim utilizados para as experiências representadas em (C). Certos tecidos, que deixaram de crescer por falta de hormônios, tornam-se ativos quando recebem um suplemento de auxina. A observação do crescimento é facilitada se o hormônio for acrescentado de um lado só; produz-se, conseqüentemente, um estímulo no coleóptilo que provoca o aparecimento de uma curvatura perceptível a olho nú. O efeito da auxina se manifesta nos tecidos da zona de distensão e a ação se exerce diretamente no protoplasma, o qual, uma vez excitado modifica o crescimento das paredes.

A auxina, como substância reguladora do crescimento, age de modo semelhante em muitas plantas estudadas sob este ponto de vista.

As interessantes experiências levadas a efeito nesse campo contribuíram notavelmente para o conhecimento e a eluci-

dação dos fenômenos de tropismo. Atualmente se admite a importância dos hormônios de crescimento na interpretação dos fenômenos de curvatura, pelo menos para os fototrópicos.

O estímulo fototrópico, via de regra, atua simultaneamente com o geotrópico, razão por que os movimentos de curvatura dos órgãos estimulados são de natureza complexa e correspondem à resultante de ambas as curvaturas, cada uma determinada pelo próprio estímulo.

3.2.1. C — Termotropismo

Determinadas partes da planta, quando expostas a desiguais condições térmicas, como sóe acontecer com as raízes que se desenvolvem em um espaço compreendido entre duas superfícies diversamente aquecidas, exibem curvaturas de crescimento. Observa-se que as raízes se alongam na direção correspondente as condições mais favoráveis para cada uma delas, distanciando-se, por exemplo, da parte demasiado aquecida ou da excessivamente fria ou mesmo de ambas sem nenhuma delas apresentar condições propícias. São capazes de movimentos análogos as hifas de *Phycomyces*. Quanto ao mecanismo das curvas termotrópicas pouco se sabe, todavia, parece ser distinto do que determina os tropismos resultantes da ação da luz e da gravidade.

3.2.1. D — Galvanotropismo

São os tropismos relacionados com as correntes galvânicas, porém, pouco se conhece a respeito do alcance real desse fenômeno.

3.2.1. E — Quimiotropismo

Resultam de estímulos químicos. Desenvolvem-se em várias raízes em relação à qualidade e à quantidade dos alimentos, como nos mostra a figura 4, e podem ser positivos ou negativos conforme se aproximam ou se afastam do cilindro poroso por onde difunde a solução quimiotrópica. Pode-se apreciar melhor o quimiotropismo no crescimento dos tubos polínicos sob a ação de substâncias segregadas pelo órgão feminino, além de outros estimulantes, de natureza hormônica, e nas hifas dos fungos.

A importância desses fenômenos transparece claramente quando se considera que o sistema radicular está em íntimo

contacto com soluções diversas, existentes no solo, as quais exercem naturalmente uma influência quimiotrópica nas raízes.

3.2.1. F — Hidrotropismo

A água, por sua notável função alimentícia, age como um dos mais importantes estímulos. É notório o fato de como algumas raízes se desenvolvem de modo preferencial nas partes mais umedecidas dos jardins e algumas vezes chegam a introduzir-se nos condutos d'água, formando as chamadas caudas-de-rapoza, podendo mesmo obstruí-los. Estes exemplos se encontram entre as arvores que crescem à beira dos canais, rios, riachos, etc.

Demonstra-se experimentalmente o hidrotropismo com a seguinte experiência (Fig. 4). Põe-se uma semente a germinar num composto úmido, contido numa caixa, em cujo fundo se adapta uma tela de malhas pequenas. A radícula influenciada pelo geotropismo positivo, sai por uma das malhas, mas logo muda de direção porque o ar é menos úmido que a terra da caixa e a jovem raiz, orientada agora por seu hidrotropismo positivo torna a penetrar no solo. Em seguida, o hidrotropismo cessa, uma vez que a raiz se encontra em condições uniformes de umidade e como a ação da gravidade continua, a raiz realiza uma segunda sortida. O fenômeno se repete, descrevendo a raiz uma linha ondulada ou sinuosa.

3.2.1. G — Tigotropismo

O tigotropismo resulta do contacto do órgão com o suporte, provocando assim a sua curvatura (Fig. 4 — *Sicyos angulatus*). A face excitada retarda o crescimento ao passo que o lado oposto, de repente, aumenta muito o seu, de tal maneira que as curvas e os laços produzidos se formam com tal rapidez que o movimento pode ser percebido a olho nú, como no chuchu — *Sechium edule*.

Estudando-se o comportamento das gavinhas que são, em sua maioria, órgãos dorsiventrais, notaremos que elas reagem muito bem quando excitadas do lado inferior, ao passo que uma fricção no lado superior determina uma inclinação muito menor para este lado, podendo, também, não produzir nenhuma reação. Uma excitação simultânea nas duas faces da gavinha, não provoca nenhuma reação.

O crescimento desigual, decorrente da excitação da gavinha, dura certo tempo. Não se repetindo a irritação, a curvatu-

ra se desfaz; o lado excitado cresce mais rapidamente que o oposto. Este, por sua vez, tem seu crescimento retardado. A irritação provocada pelo suporte, na gavinha, quando o vegetal oscila, faz com que a curvatura mais se aperte.

Em muitas outras plantas, pertencentes a diversas famílias, como por exemplo em certas espécies de *Bignonia*, *Passiflora*, *Cissus* e *Vitis*, observam-se fatos análogos. Além das gavinhas, outros órgãos manifestam fenômenos tigmotrópicos, como alguns pecíolos de *Clematis*, *Tropaeolum*, *Solanum jasminoides*, etc., que se encurvam de maneira idêntica e fixam a planta aos suportes vizinhos. Os caules delgados de *Cuscuta* também revelam sensibilidade tigmotrópica, pois se fixam à planta hospedeira muito antes do desenvolvimento dos seus haustórios.

3.2.2 — *Nastias*

Denominam-se nastias ou nastimos os movimentos de curvatura cuja direção depende da simetria interior do órgão que reage, quando submetido à ação do estímulo. Não se subordinam, portanto, à direção da qual vem a excitação e se produzem sempre no mesmo sentido, positivo ou negativo. Podem ser classificados em: movimentos nictinásticos, movimentos quimionásticos, movimentos tigmonásticos e movimentos seismonásticos.

3.2.2. A — Movimentos nictinásticos

Subordinam-se às condições climáticas, principalmente à temperatura, umidade, luminosidade, de sorte que podem ser considerados isoladamente como movimentos termonásticos, fotonásticos e higronásticos, etc.

A antese das flores efetua-se graças a movimentos executados pelas peças florais (sépalos, pétalos, estames), cujas dimensões se modificam. Assim, a face interna das pétalas alongando-se mais que a externa favorece, consequentemente, a abertura da flor. Mais tarde, a flor pode fechar-se, em virtude de um novo alongamento, mas localizado, desta vez, sobre o lado externo.

Os movimentos referidos estão frequentemente na dependência das oscilações térmicas ou luminosas do dia. Baseando-se em tais fatos foi que Linneu organizou, em Upsala, o célebre "Relógio da Flora", composto de flores cuja abertura se processava em determinadas horas do dia marcando, desta forma, o tempo. Algumas flores abrem-se e fecham-se com uma

periodicidade estreitamente ligada à alternância do dia e da noite, conforme se verifica com a *Victoria Regia*, com as ninfeias dos tanques e lagos, que se expandem ao entardecer para se fecharem no dia seguinte e assim, sucessivamente.

Em certos casos, pode-se precisar a ação da luz ou da temperatura na produção dos movimentos florais. Desta maneira as flores do açafrão (*Crocus sativus*) abrem-se em poucos minutos quando transportadas de uma câmara fria para uma quente, permanecendo invariáveis as condições de iluminação, constituindo um interessante exemplo de termonastia.

Numerosas são as flores que se fecham à sombra e se abrem quando expostas a plena luz, ou, inversamente, como nos casos já citados, sem que haja modificações apreciáveis da temperatura. É o fenômeno de fotonastia. É bem conhecida a abertura das inflorescência de *Cichorium intybus* ao amanhecer, no verão, e a das flores de muitas cactáceas. Outras flores, ao contrário, abrem-se ao entardecer e fecham-se de madrugada, como as do tabaco, da maravilha (*Mirabilis jalapa*) e a de alguns *Cereus*.

3.2.2. A. a — Movimentos folhares

Os movimentos násticos são executados também pelas folhas normais de algumas plantas, como as de *Impatiens*, *Tropaeolum*, *Amarantus*, que, durante o dia, ostentam uma posição distendida, denominada posição de vigília, bem diferente da que adotam durante a noite — posição de sono. As folhas jovens encurvam-se com certa facilidade e sua capacidade de reagir diminui com o envelhecimento. Não ficou ainda definitivamente esclarecido se os fatores responsáveis por esses movimentos são apenas luminosos ou também térmicos.

Típicos são os movimentos násticos das folhas compostas e dos seus folíolos quando apresentam nas bases dos pecíolos e peciólulos, ou na inserção da lâmina folhar, uma pequena intumescência — o pulvínulo motor, formada de tecido parenquimático e da qual depende o movimento. As estruturas acima mencionadas são encontradas, principalmente, nas leguminosas e oxalidáceas.

Os movimentos das folhas e dos seus pulvínulos são de natureza nictinástica, porquanto se relacionam com as alternativas climáticas entre o dia e a noite. Na posição de vigília, os pecíolos formam com o caule o maior ângulo de divergência, o que permite ao limbo folhar receber as radiações luminosas do modo mais adequado. Todavia, se estas forem demasiadamente

intensas, pode produzir-se, então, uma pequena curvatura, a fim de que a superfície folhar receba iluminação mais rápida. Ao assumir a posição de sono, o pecíolo principal se inclina, chegando, às vezes, a tornar-se paralelo ao ramo que o suporta. Podemos artificialmente provocar a posição de sono, fazendo diminuir a quantidade de luz que as fôlhas recebem.

O mecanismo da reação prende-se a uma variação da turgescência entre as células das diversas partes do pulvínulo motor. Os movimentos nictinásticos são os mais tipicamente periódicos das plantas e se repetem, em muitas espécies, com perfeita regularidade, durante toda a vida do vegetal, ao aproximar-se a noite ou ao cair das chuvas.

3.2.2. B — Movimentos quimionásticos

Certas fôlhas especializadas das plantas chamadas carnívoras produzem movimentos quer estimulados pela presença da presa, que luta por libertar-se quer por sua própria composição química. O exemplo mais frizante é o dos tentáculos das fôlhas de *Drosera rotundifolia*, que se encurvam para a presa, a fim de retê-la da maneira mais eficaz, ao mesmo tempo que se processam os fenômenos digestivos das substâncias proteicas contidas no animal capturado. Ao invés da presa, se colocarmos na fôlha um pequeno fragmento de mineral, uma pedrinha por exemplo, ou um composto ternário (celulose, amido, etc.), os tentáculos não se encurvam. O fenômeno só se realiza na presença de corpos que contenham fosfatos, ou compostos proteicos e seus derivados, que possam exercer uma verdadeira ação quimionástica. Uma vez terminado o processo de digestão e da absorção dos alimentos, os tentáculos voltam à sua posição primitiva.

Comportamento semelhante oferece-nos a planta *Pinguicula*, que é capaz de reter pequenos bichos com sua secreção viscosa, segregada por suas glândulas e ainda, pelo enrolamento do limbo de suas fôlhas. Excitações químicas são verificadas, ainda, em *Dionaea muscipula*.

Além dos produtos já citados, numerosos outros provocam reações quimiotáticas. As fôlhas de *Mimosa pudica* movem-se até à posição do sono, com extrema sensibilidade, quando submetidas à ação dos vapores de éter ou de clorofórmio.

Nem sempre os movimentos quimionásticos são produzidos no mesmo tecido onde o estímulo se exerce. E' o caso, por exemplo, das plantas carnívoras em que o estímulo se produz na superfície glandular, na extremidade dos tentáculos e a curvatu-

ra afeta a todo o tentáculo, inclusive a lâmina folhar, indicando que houve, evidentemente, transmissão da excitação.

3.2.2. C — Movimentos tigonásticos

Não são numerosos os movimentos násticos que se produzem apenas por estímulo de contacto. O exemplo mais significativo é, provavelmente, oferecido pelas folhas de *Drosera*, quando os tentáculos estão envolvendo a presa. O estímulo de tal curvatura não é apenas de natureza química mas, também, de contacto.

3.2.2. D — Movimentos seismonásticos

Mais frequentes são as curvaturas násticas que obedecem a um choque, evidenciando, desta forma, a capacidade de reação motora das plantas. Os movimentos desta natureza denominam-se seismonásticos; os exemplos clássicos nos são dados pelas folhas da *Mimosa pudica* (a conhecidíssima e admirada sensitiva), da *Mimosa Spegazzini*, além de outras plantas, como na *Dionaea muscipula*. Nesta, ambas as metades folhares juntam-se não só por ação dos excitantes químicos como, ainda, por agentes mecânicos. Ao contrário do que ocorre com os movimentos haptotrópicos, devidos unicamente ao contacto com os corpos sólidos e verificados principalmente com as gavinhas e os tentáculos de *Drosera*, influi como estímulo nos movimentos seismonásticos citados, um abalo, uma sacudidela, um golpe, etc., de tal forma que até as gotas de chuva podem ocasionar os movimentos folhares.

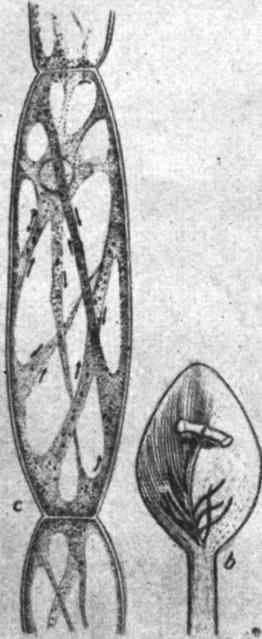
De todos os exemplos conhecidos o mais notável, entretanto, é o da *Mimosa pudica* (Fig. 4). Suas folhas bipenadas compõem-se de um longo pecíolo que sustenta, em sua extremidade, quatro pecíolos de segunda ordem, com disposição palmada e providos de numerosos pares de folíolos delgados, de inserção penada. Na base dos pecíolos e pecíólulos, assim como na dos folíolos, encontram-se os pulvínulos motores de sorte que tôdas essas partes são móveis. Rawitscher assim descreve o comportamento seismonástico da *Mimosa*: "Excitada por toque ou lesão, queimadura ou descarga elétrica, movimentada rapidamente os folíolos primeiramente atingidos. Cada folíolo tem sua própria articulação. Estas articulações, irritadas, perdem quase instantaneamente a turgescencia do lado superior, em consequência dobram-se os folíolos para cima. E' interessante ver que a excitação é agora transmitida para os folíolos seguin-

tes, não irritados. Um depois do outro, cada par de folíolos dobra-se até que a irritação tenha atingido a base do folíolo de primeira ordem. Ai encontra-se novamente uma articulação, que reage por perda de turgescência do lado interior. Em consequência, os folíolos de primeira ordem aproximam-se, e agora a irritação pode ser propagada também pelos não irritados. Nestes, começando pela base, todos os pares de folíolos pequenos se dobram também para cima. Enquanto isso, a irritação é conduzida também pelo pecíolo comum, para a articulação principal na base da fôlha tôda. Nesta é o lado inferior que se contrai, e imediatamente a fôlha tôda baixa. A irritação pode ser conduzida para as fôlhas vizinhas e podemos acompanhar, pelos movimentos sucessivos, o caminho da excitação. Esta, ao ser conduzida, põe em movimento, primeiro, a articulação principal da fôlha próxima, que baixa. Seguem-se as articulações secundárias e finalmente as dos folíolos pequenos. Depois de alguns minutos, as articulações recuperam sua turgescência inicial e as fôlhas tomam novamente a posição normal.

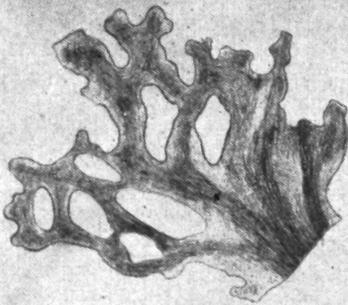
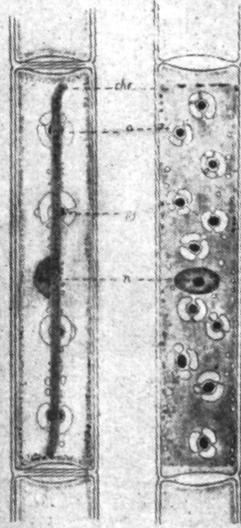
O *mecanismo do fenômeno* ainda está longe de ser esclarecido. Nas reações das articulações sabemos que se trata de perda de turgescência de um lado. Quanto à condução, sabemos apenas que há vários mecanismos que intervêm como as correntes elétricas, provavelmente variações da pressão hidrostática nos tecidos, e certamente substâncias químicas que são conduzidas nos feixes.

Além dos movimentos seismonásticos a *Mimosa* possui nictinastia, colocando de noite as fôlhas na mesma posição que tomam depois da excitação por abalo. Neste caso, porém, os lados inferiores ou interiores das articulações não perdem sua turgescência; são os lados opostos que aumentam a sua, aumentando tôda a articulação a sua solidez."

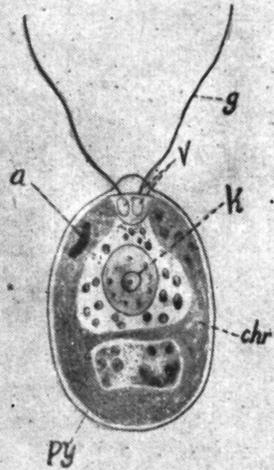
TRADESCANTIA ZEBRINA



MOUGEOTIA SCALARIS



CHONDRIODERMA DIFFORME



CHLAMYDOMONAS ANGULOSA

Fig. 1

S. Sants
1952

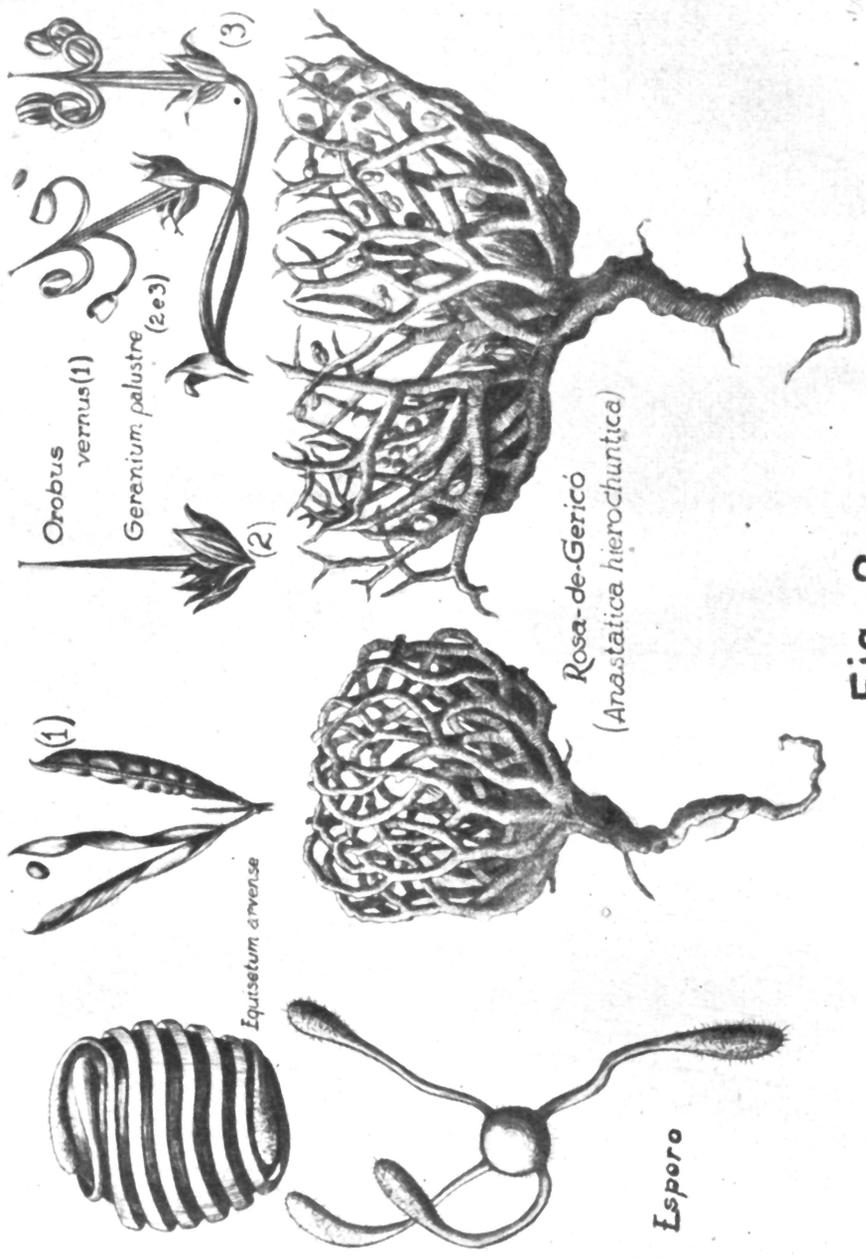


Fig. 2

